

## 総 説

# 硫酸還元微生物の系統と特徴の多様性

鈴木 大典, 上木 勝司\*

山形大学農学部生物資源学科 〒997-8555 山形県鶴岡市若葉町 1-23

## Phylogenetic and phenotypic diversity of sulfate-reducing microorganisms

Daisuke SUZUKI and Katsuji UEKI\*

Department of Bioresource Engineering, Faculty of Agriculture, Yamagata University,  
Wakaba-machi 1-23, Tsuruoka, Yamagata 997-8555, Japan

(受付 18 年 6 月 30 日—受理 18 年 7 月 20 日)

キーワード: 硫酸還元微生物, *Deltaproteobacteria*, *Firmicutes*, 硫黄循環, 嫌気呼吸

### 1. はじめに

硫黄は生物に必須の元素の一つであり, タンパク質, 補酵素, ホルモン, ビタミン等の成分として利用される。自然環境中では, 硫黄は酸化反応と還元反応に依存して硫酸塩, チオ硫酸塩, 亜硫酸塩, 二酸化硫黄, 元素硫黄, 硫化物および有機硫黄化合物などの多様な形態をとって循環しているが, この硫黄循環において, 微生物が鍵となる重要な役割を担っている。元素硫黄や硫化物のような還元型硫黄化合物は硫黄酸化細菌や光合成硫黄細菌によって酸化されるかあるいは自然酸化されて, 最終的に硫酸塩へと変換される。一方, 主に硫酸塩の形で植物に吸収された酸化型硫黄は還元されて SH 基を持つシステイン, メチオニンやシスチンのようなアミノ酸を経て有機硫黄化合物の合成 (同化的硫酸還元) に利用されるか, あるいは硫酸還元微生物によって硫化水素のような硫化物まで変換される (異化的硫酸

還元)。異化的硫酸還元反応は, エネルギー (ATP) の発生を伴い, “硫酸呼吸”とも呼ばれ, 原核生物のみで見られる反応である。本論では, 近年その多様性がますます明らかになりつつある異化的硫酸還元反応を担う微生物である硫酸還元微生物について, その系統と代謝的特徴などについて述べる。

### 2. 嫌氣的有機物分解過程における硫酸還元

無酸素環境下において, 多糖, タンパク質および脂質のような高分子有機物は, 加水分解性微生物により単糖やアミノ酸等の単位構成成分へ加水分解され (加水分解段階), 続いてこれらの加水分解産物はギ酸塩, 酢酸塩, プロピオン酸塩, 酪酸塩, 乳酸塩, コハク酸塩等の有機酸, エタノール等のアルコール類, さらに水素等にまで発酵される (酸生成段階)。一方, これらの有機物の酸化分解と共役して, 各種微生物による硝酸塩, 三価鉄, マンガンおよび硫酸

\* Corresponding author; E-mail: kueki@tds1.tr.yamagata-u.ac.jp Tel: 81-235-28-2846, Fax: 81-235-28-2846

塩等を電子受容体とする各種還元反応が進行する。そしてこのような嫌氣的有機物分解の最末端段階として、メタン生成古細菌が水素と二酸化炭素、さらにはギ酸塩や酢酸塩を主要な基質としてメタンを生成する。このように、無酸素環境下における有機物の酸化分解反応とそれに共役した各種電子受容体基質還元反応は、いくつかの代謝グループに類別できる生理的性質の異なる多様な種類の微生物の機能が組み合わされることにより進行する<sup>31)</sup>。

硫酸還元微生物は各種電子受容反応の内の主要な反応の一つである硫酸還元を担う微生物グループであり、多様な有機酸、アルコール、アミノ酸および水素等を電子供与体として利用して酸化し、電子受容体として硫酸塩を硫化水素へと還元することでエネルギーを獲得する、多様な種で構成される偏性嫌気性微生物のグループである。この機能的グループに属す微生物は湛水土壤や湖沼、河川、油田、温泉、海洋堆積物のような様々な無酸素環境に広く分布している。なお、硫酸還元微生物とメタン生成古細菌は共に水素、ギ酸塩、酢酸塩を基質として利用するため、これらの共通の基質に対して両者の間には競合関係がある。しかし、硫酸還元微生物の方が一般に基質に対してメタン生成古細菌よりも高い親和性をもつことが知られており、硫酸塩濃度の高い海洋堆積物等では、硫酸還元微生物がメタン生成古細菌を凌駕し、嫌氣的有機物分解の最末端段階を基本的に担っていると考えられている。このため、沿岸海洋堆積物における有機物分解の約50%を硫酸還元微生物が担うという報告もあり<sup>11)</sup>、さらに硫酸還元を電子受容反応とする嫌氣的メタン酸化反応の重要性が明らかになり<sup>1), 4), 24), 25)</sup>、海洋環境での有機物分解と硫黄循環に硫酸還元微生物は重要な役割を果たしていると考えられている。一方、硫酸塩濃度が低い淡水性の環境では、上述したように基本的にメタン生成古細菌が嫌氣的有機物分解の最末端段階を担っているが、低濃度ながら環境中に普遍的に存在する硫酸塩を有効に利用する形で、硫酸還元微生物も同時に生息している。

### 3. 硫酸還元微生物の系統と特徴

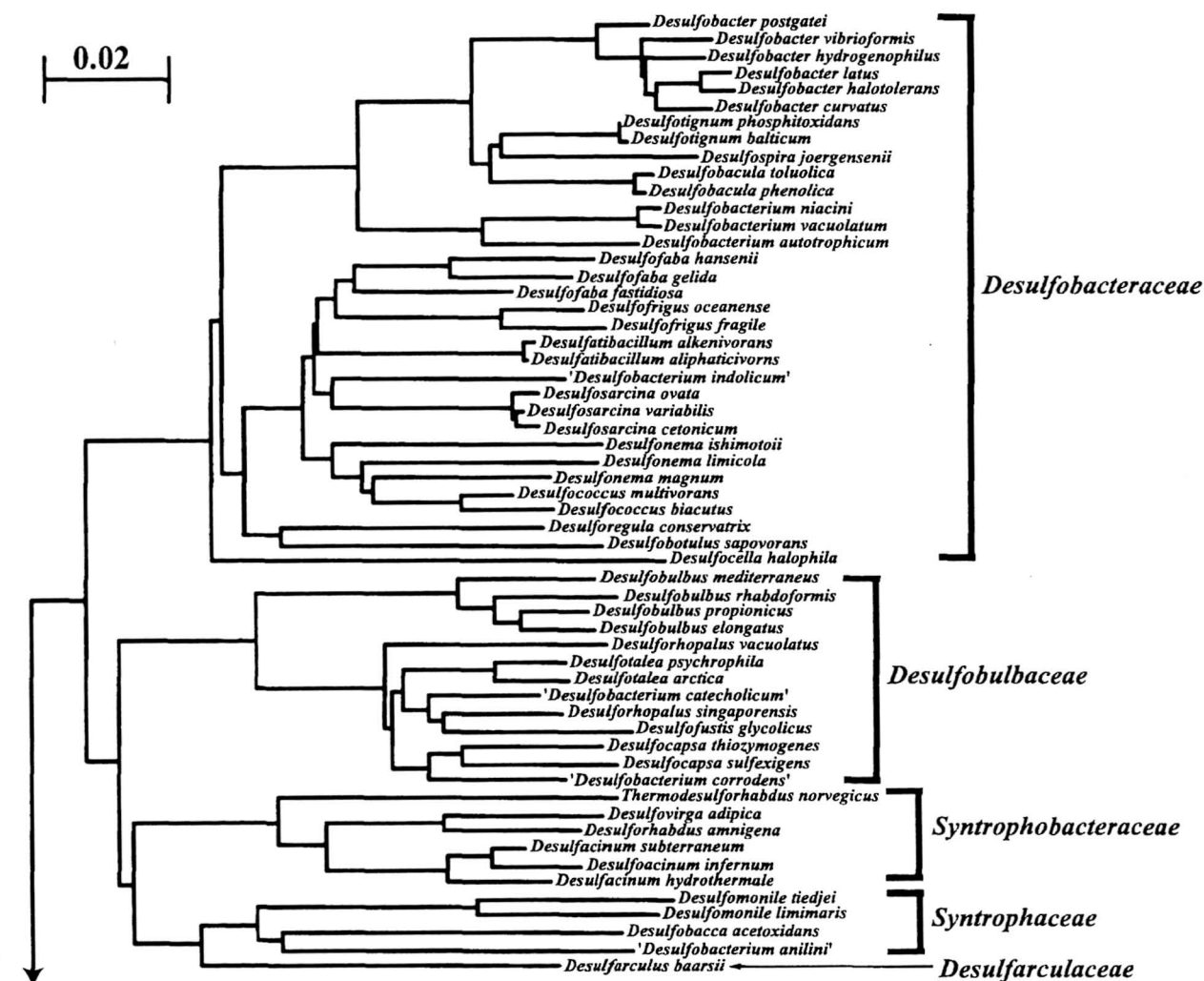
近年、様々な環境からの硫酸還元微生物の分離が相次いでおり<sup>13)</sup>、これらの分離菌株の系統や生理的性質が明らかにされるに従って、環境中には以前に知られていたよりもはるかに多様な硫酸還元微生物

物が生息していることが知られるようになってきた。さらに、環境中の硫酸還元微生物の存在量や群集の多様性を解析するために、環境試料から直接抽出したDNAを鋳型にしてPCR増幅し、回収した16S rRNA遺伝子や異化的亜硫酸還元酵素遺伝子(*dsr*)を用いた培養に依存しない分子生物学的手法での研究が近年盛んに行われ、環境中にはなお分離、培養されていない新しい系統の硫酸還元微生物が数多く存在することもまた明らかになってきている<sup>6), 7), 12), 14), 15), 18), 21), 22), 32)</sup>。

これまでに分離、培養された硫酸還元微生物のほとんどは *Bacteria* ドメインに属す(硫酸還元細菌)が、一部は *Archaea* ドメインにも属している(硫酸還元古細菌)<sup>3), 23)</sup>。DDBJのデータベースに保存されている硫酸還元細菌の16S rRNA遺伝子に基づいた系統樹を図1~3に分けて示した。硫酸還元細菌のほとんど大部分の記載種は *Proteobacteria* 門の *Deltaproteobacteria* 綱(図1, 2)と *Firmicutes* 門の *Clostridia* 綱(図3)に属しており、特に *Deltaproteobacteria* 綱には、4つの目、9つの科、そして30近い属の硫酸還元細菌が記載されている。(図1は *Desulfobacteriales* 目、*Desulfarcales* 目および *Syntrophobacteriales* 目に属すものについて、図2は、*Desulfovibrionales* 目に属すものについて示してある。)この他、*Thermodesulfobacteria* 門、*Thermodesulfobacteria* 綱の *Thermodesulfobacterium* 属および *Thermodesulfatator* 属の種や、*Nitrospirae* 門、*Nitrospira* 綱の *Thermodesulfovibrio* 属にも硫酸還元細菌の種の存在が知られており、これらの種は全て好熱性である(図3)。また、硫酸還元古細菌は好熱性好塩性の *Archaeoglobus* 属の3種が知られている。

表1に硫酸還元微生物の各グループの主な細胞形態や利用する電子供与体を示した。硫酸還元微生物は、球菌、桿菌、湾曲桿菌、繊維状菌あるいはパケット状菌のような種が存在し、形態的にも非常に多様である。また、多くの硫酸還元微生物種は、乳酸塩、ピルビン酸塩、エタノールおよび水素を電子供与体として利用するが、電子供与体を二酸化炭素まで酸化する完全酸化型と、電子供与体を完全酸化できず酢酸塩等を酸化生成物として残す不完全酸化型の2つの型があり、これらの酸化型の違いは硫酸還元微生物を分類する指標の一つになっている。

硫酸還元微生物は上述したような一般的な電子供与体で増殖できるものが多いが、この他にも糖(単糖類および二糖類)、ステアリン酸のような高級脂肪



*Proteobacteria* (Deltaproteobacteria: Desulfovibrionales),  
*Firmicutes* (Desulfotomaculum, Desulfosporosinus, Desulfosporomusa, Thermodesulfobium),  
*Nitrospirae* (Thermodesulfovibrio),  
*Thermodesulfobacteria* (Thermodesulfobacterium, Thermodesulfatator)

図 1. 16S rDNA 遺伝子塩基配列に基づいた硫酸還元細菌の系統樹 (1)。Deltaproteobacteria 綱: Desulfobacteraceae 科, Desulfobulbaceae 科, Syntrophobacteraceae 科, Syntrophaceae 科および Desulfarculaceae 科

酸, アルカンやアルケンのような脂肪族炭化水素や芳香族化合物 (トルエン, フェノール, カテコールなど) 等を利用する種, 酢酸塩のみを利用する種など特徴的な電子供与体利用性を示す種も存在し, さらに水素と二酸化炭素を利用して独立栄養的に増殖する種もある<sup>8)</sup>。

このように, 硫酸還元微生物の電子供与体利用性は非常に多様であり, 環境中ではそれぞれの種が利用できる多様な化合物を電子供与体として酸化分解し, また硫酸塩以外の硫黄化合物や元素硫黄も電子受容体として硫化水素まで還元するため, 硫酸還元

微生物の環境中における炭素循環と硫黄循環への寄与は大きい。

#### 4. 環境バイオテクノロジーにおける硫酸還元微生物の有効利用

近年, 硫酸還元微生物がバイオレメディエーションの機能をもつこともまた注目されてきている。例えば, 沿岸海洋堆積物を汚染するハロゲン化芳香族化合物 (主に塩素化されたもの) の還元的脱ハロゲン化, 石油系炭化水素の分解, 生成した硫化水

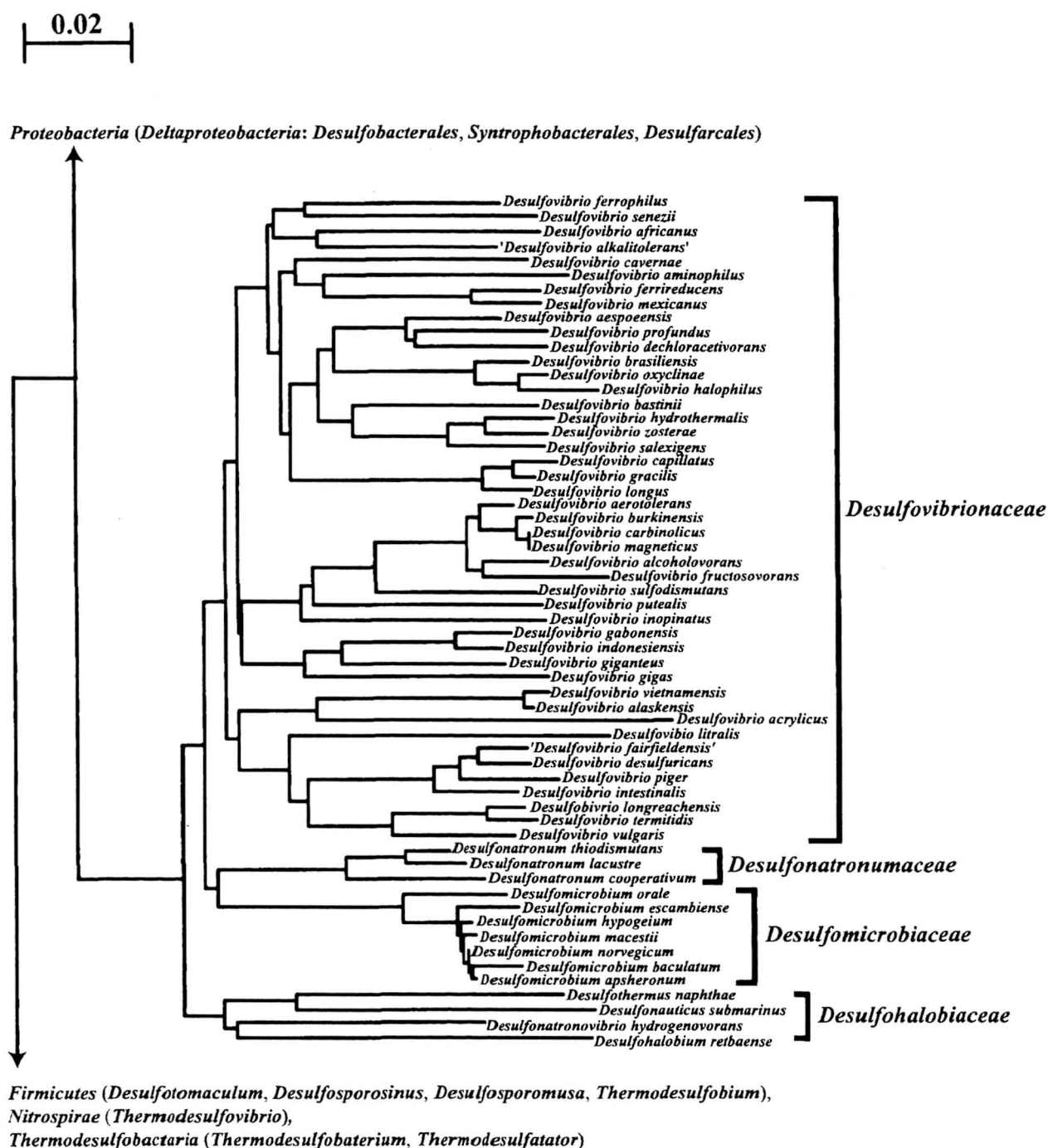


図 2. 16S rRNA 遺伝子塩基配列に基づいた硫酸還元細菌の系統樹 (2)。Deltaproteobacteria 綱: Desulfovibrionaceae 科, Desulfonatronumaceae 科, Desulfomicrobiaceae 科および Desulfobalobiaceae 科

素と銅 (II), ニッケル (II) およびカドミウム (II) の反応による金属硫化物としての毒性金属イオンの沈殿除去, さらにウラン (VI), テクネチウム (VII) およびクロム (VI) を含む酸化型の毒性金属イオンの電子受容体としての還元による難溶化等であ

る<sup>2), 13), 20), 30)</sup>。特に, ハロゲン化芳香族化合物を脱塩素化する硫酸還元細菌として *Desulfomonile* 属や *Desulfovibrio* 属の種が分離されている。また, 土壌汚染で問題となっている炭化水素を分解する硫酸還元細菌として *Desulfatibacillum* 属や *Desulfothermus* 属

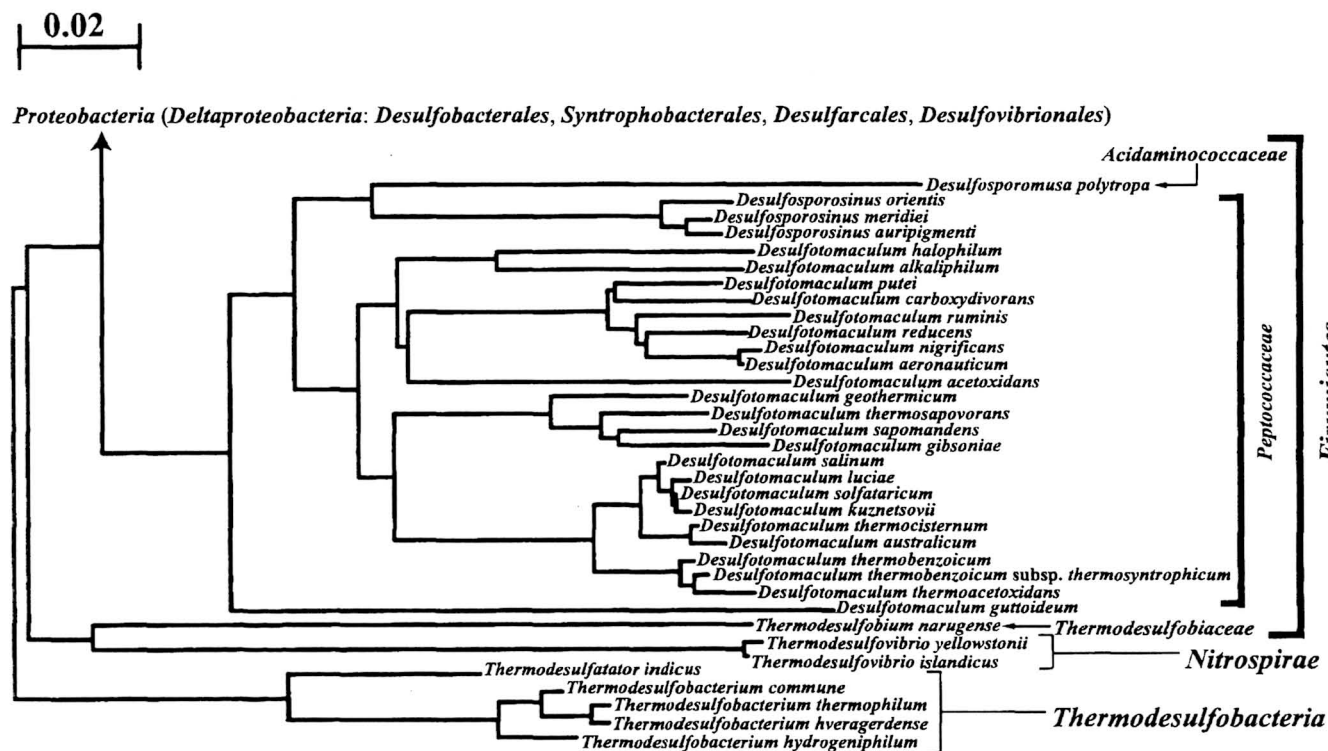


図 3. 16S rRNA 遺伝子塩基配列に基づいた硫酸還元細菌の系統樹 (3)。Firmicutes 門: *Desulfotomaculum* 属, *Desulfosporosinus* 属, *Desulfosporomusa* 属および *Thermodesulfobium* 属

Nitrospirae 門: *Thermodesulfobacterium* 属

*Thermodesulfobacteria* 門: *Thermodesulfobacterium* 属, *Thermodesulfatator* 属

の種が分離されている<sup>5), 13)</sup>。以上のように、硫酸還元微生物はバイオレメディエーションに関して潜在的に有効な機能をもつと考えられる。環境バイオテクノロジーにおける硫酸還元微生物の有効利用という視点での研究の重要性は今後益々高まるであろう。

自然環境中には分離されていない硫酸還元微生物が数多く存在していることがクローン解析によって知られているが、その系統上の位置次第では決定された配列情報からその硫酸還元微生物の生理的性質を一定程度推定することが可能と思われるが、最近縁種との類似性値が大きく離れている場合はこのケースにはあたらない。このため、分離と培養による研究は、環境中で実際に活動する硫酸還元微生物の性質や生態学的役割を解明するために今後とも重要である。また、なぜこのように硫酸還元微生物が機能的に多様化しているのか、さらに多様な硫酸還元微生物が環境中でどのような相互関係にあるのかなど明らかにすべき多くの課題がある。

## 5. おわりに

これまで述べてきたように、環境中の硫酸還元微生物個体群の系統的多様性やそれらの分離培養による特徴付けの努力が広く行われてきている。一方で、硫酸還元微生物のゲノム解析も行われており、*Desulfobacterium vulgaris* Hildenborough 株の全ゲノム解析が完了している。そしてこの研究によって、異化的硫酸還元におけるエネルギー生成機構として提案されていた「化学浸透水素サイクル」<sup>19)</sup>を構成する複数の酵素の存在が明らかとなり、さらにギ酸の拡散による化学浸透圧性のエネルギー生成の系の存在も推定されている<sup>9)</sup>。

そもそも硫酸還元微生物は従来より、それらが生成する硫化水素が石油備蓄タンクや石油タンカー等の金属の腐食や、下水道施設等のコンクリートの腐食、港湾や湖沼の底泥や干潟のヘドロ化、水田の秋落ち現象に関係することから、産業上も社会的にも

表 1. これまでに知られている硫酸還元微生物の属とその特徴

分類群	種数	代表的な形態	電子供与体酸化型	主な電子供与体	その他の特徴
<b>Bacteria</b>					
<b>Proteobacteria 門</b>					
<b>Delta proteobacteria 綱</b>					
<b>Desulfovibrionales 目</b>					
<b>Desulfovibrionaceae 科</b>					
<i>Desulfovibrio</i> *	43	湾曲桿菌	I	Form, Lact, Pyru, Fuma, Mal, EtOH, H <sub>2</sub>	
<b>Desulfomicrobiaceae 科</b>					
<i>Desulfomicrobium</i>	7	桿菌	I	Form, Lact, Pyru, Fuma, Mal, H <sub>2</sub>	
<b>Desulfohalobiaceae 科</b>					
<i>Desulfohalobium</i>	1	桿菌	I	Form, Lact, Pyru, EtOH, H <sub>2</sub>	a
<i>Desulfonatronovibrio</i>	1	湾曲桿菌	N.D.	Form, H <sub>2</sub>	b, c
<i>Desulfonauticus</i> *	1	湾曲桿菌	N.D.	Form, H <sub>2</sub>	c
<i>Desulfothermus</i> *	1	桿菌	C	Fatty acids (C4–C18), Alkanes (C6–C14)	
<b>Desulfonatronumaceae 科</b>					
<i>Desulfonatronum</i>	3	湾曲桿菌	N.D.	Form, Lact, EtOH, H <sub>2</sub>	b
<b>Desulfobacterales 目</b>					
<b>Desulfobacteraceae 科</b>					
<i>Desulfobacter</i>	6	桿菌	C	Acet	
<i>Desulfobacterium</i> **	3	桿菌	C	Fatty acids (C1–C16), Lact, Pyru, Fuma, Mal, Succ, EtOH, H <sub>2</sub>	
<i>Desulfonema</i>	3	繊維状菌	C	Fatty acids (C1–C14), EtOH, H <sub>2</sub>	
<i>Desulfofrigus</i>	2	桿菌	C/I	Fatty acids (C1, C2, C4), Lact, Pyru, EtOH, Glycerol, Serine	d
<i>Desulfobacula</i>	2	桿菌	C	Buty, Pyru, Fuma, Mal, Succ, EtOH, Benzoate, Phenol, Toluene	
<i>Desulfosarcina</i>	3	バケツ状菌	C	Fatty acids (C1–C14), Lact, Pyru, EtOH, H <sub>2</sub>	
<i>Desulfococcus</i>	2	球菌	C	Fatty acids (C1–C16), Lact, Pyru, EtOH, Benzoate	
<i>Desulfatibacillum</i>	2	桿菌	C	Fatty acids (C1–C18), Fuma, Alkanes (C13–C18), Alkenes (C7–C23), H <sub>2</sub>	
<i>Desulfotignum</i>	2	桿菌	C	Fatty acids (C1–C2, C4–C12), Lact, Pyru, Fuma, EtOH, Benzoate, Phenol	
<i>Desulfobotulus</i>	1	湾曲桿菌	I	Fatty acids (C4–C18), Lact, Pyru, EtOH, H <sub>2</sub>	
<i>Desulforegula</i>	1	桿菌	I	Fatty acids (C4–C17)	
<i>Desulfofaba</i>	3	桿菌	I	Fatty acids (C1, C3, C4), Lact, Pyru, Fuma, Mal, Succ, EtOH	e
<i>Desulfospira</i>	1	湾曲桿菌	C	Fatty acids (C1, C4), Lact, Pyru, Fuma, Mal, Succ, Glycerol, Choline, H <sub>2</sub>	
<i>Desulfocella</i>	1	湾曲桿菌	I	Fatty acids (C4–C16), Pyru, Alanine	a
<b>Desulfobulbaceae 科</b>					
<i>Desulfobulbus</i>	5	桿菌	I	Prop, Lact, Pyru, EtOH, H <sub>2</sub>	
<i>Desulfocapsa</i>	2	桿菌	I	EtOH	f
<i>Desulfofustis</i>	1	桿菌	I	Lact, Fuma, Mal, Succ, Glycolate, Glyoxylate, H <sub>2</sub>	g
<i>Desulforhopalus</i>	2	桿菌	I	Fatty acids (C1, C3, C4), Lact, Pyru, EtOH, H <sub>2</sub>	h
<i>Desulfotalea</i>	2	桿菌	I	Form, Lact, Pyru, EtOH, Serine, H <sub>2</sub>	d
<b>Desulfarcales 目</b>					
<b>Desulfarculaceae 科</b>					
<i>Desulfarculus</i> *	1	湾曲桿菌	C	Fatty acids (C1–C18)	
<b>Syntrophobacterales 目</b>					
<b>Syntrophobacteraceae 科</b>					
<i>Desulfacinum</i> *	3	卵型桿菌	C	Fatty acids (C1–C18), Lact, Pyru, Fuma, Mal, Succ, EtOH, Alanine, H <sub>2</sub>	



表 1. (つづき)

分類群	種数	代表的な形態	電子供与体酸化型	主な電子供与体	その他の特徴
<i>Thermodesulforhabdus</i> *	1	桿菌	C	Fatty acids (C2, C4–C10, C13–C18), Lact, Pyru, Fuma, Mal, Succ, EtOH	
<i>Desulforhabdus</i>	1	桿菌	C	Fatty acids (C1–C4), Lact, Pyru, EtOH, H <sub>2</sub>	
<i>Desulfovira</i>	1	桿菌	C	Fatty acids (C1–C12), Lact, Pyru, EtOH, H <sub>2</sub>	
<b>Syntrophaceae 科</b>					
<i>Desulfobacca</i>	1	卵型桿菌	C	Acet	i
<i>Desulfomonile</i>	2	桿菌	C	Fatty acids (C1, C4), Lact, Pyru, H <sub>2</sub>	j
<b>Firmicutes 門</b>					
<b>Clostridia 綱</b>					
<b>Clostridiales 目</b>					
<b>Peptococcaceae 科</b>					
<i>Desulfotomaculum</i> *	23	湾曲桿菌	C/I	Fatty acids (C1–C4), Lact, Pyru, EtOH, H <sub>2</sub>	k
<i>Desulfosporosinus</i>	3	湾曲桿菌	I	Form, Lact, Pyru, MtOH, EtOH, H <sub>2</sub>	l
<b>Acidaminococcaceae 科</b>					
<i>Desulfosporomusa</i>	1	湾曲桿菌	I	Form, Lact, Pyru, MtOH, EtOH, Glycerol, Glutamate, H <sub>2</sub>	
<b>Thermoanaerobacteriales 目</b>					
<b>Thermodesulfobiaceae 科</b>					
<i>Thermodesulfobium</i> *	1	桿菌	N.D.	Form, H <sub>2</sub>	
<b>Thermodesulfobacteria 門</b>					
<b>Thermodesulfobacteria 綱</b>					
<b>Thermodesulfobacteriales 目</b>					
<b>Thermodesulfobacteriaceae 科</b>					
<i>Thermodesulfobacterium</i> *	4	桿菌	I	Lact, Pyru, H <sub>2</sub>	
<i>Thermodesulfatator</i> *	1	桿菌	N.D.	H <sub>2</sub>	m
<b>Nitrospirae 門</b>					
<b>Nitrospira 綱</b>					
<b>Nitrospirales 目</b>					
<b>Nitrospiraceae 科</b>					
<i>Thermodesulfovibrio</i> *	2	湾曲桿菌	I	Form, Lact, Pyru, H <sub>2</sub>	
<b>Archaea</b>					
<b>Euryarchaeota 門</b>					
<b>Archaeoglobi 綱</b>					
<b>Archaeoglobales 目</b>					
<b>Archaeoglobaceae 科</b>					
<i>Archaeoglobus</i> *	3	球菌	C	Lact, H <sub>2</sub>	

種数は、2005 年までに記載されたものを数えて示した。

文献: *Deltaproteobacteria* 綱に属する硫酸還元細菌<sup>13)</sup>; *Desulfotomaculum*, *Thermodesulfovibrio* および *Archaeoglobus*<sup>23)</sup>; *Desulfosporosinus*<sup>26), 28), 29)</sup>; *Desulfosporomusa*<sup>27)</sup>; *Thermodesulfobium*<sup>16)</sup>; *Thermodesulfobacterium*<sup>10)</sup>; *Thermodesulfatator*<sup>17)</sup>

\*, 好熱性あるいは好熱性の種が存在する; \*\*, 以前はもっと多くの種が含まれていたが、現在は他の属に再分類されたものが多い。

略語: C, Complete oxidation; I, Incomplete oxidation; N.D. no data; Form, Formate; Acet, Acetate; Prop, Propionate; Buty, Butyrate; Lact, Lactate; Pyru, Pyruvate; Fuma, Fumarate; Mal, Malate; Succ, Succinate; MtOH, Methanol; EtOH, Ethanol; Fatty acids, 直鎖飽和モノ脂肪酸。

その他の特徴: a, 好塩性; b, 好アルカリ性; c, ギ酸塩と水素のみで増殖する; d, 好冷性; e, 好冷性の種も存在する; f, チオ硫酸塩を不均化する; g, グリコール酸塩とグリオキシル酸塩は CO<sub>2</sub> まで酸化できる; h, 中度好冷性 (20°C 付近が最適温度) の種も存在する; i, 酢酸塩を唯一の電子供与体とする; j, ハロゲン化芳香族化合物を還元的に脱ハロゲン化する; k, 糖やメタノールを利用する種も存在する; l, エタノールまたはメタノールを利用してホモ酢酸生成する; m, 独立栄養的にのみ増殖する。

非常に重要な微生物の一つと考えられてきた。このように硫酸還元微生物は、我々の生活に非常に密接した関わりを持つ微生物の一つであり、それらの種類や機能的活動を知ることは大変意義あることと思われる。

## 文 献

- 1) Alperin, M.J. and W.S. Reeburgh. 1985. Inhibition experiments on anaerobic methane oxidation. *Appl. Environ. Microbiol.* 50: 940–945.
- 2) Boyle, A.W., C.D. Phelps and L.Y. Young. 1999. Isolation from estuarine sediments of a *Desulfovibrio* strain which can grow on lactate coupled to the reductive dehalogenation of 2,4,6-tribromophenol. *Appl. Environ. Microbiol.* 65: 1133–1140.
- 3) Castro, H.F., N.H. Williams and A. Ogram. 2000. Phylogeny of sulfate-reducing bacteria. *FEMS Microbiol. Ecol.* 31: 1–9.
- 4) Cicerone, R.J. and R.S. Oremland. 1988. Biogeochemical aspects of atmospheric methane. *Global Biogeochem. Cycles* 2: 299–327.
- 5) Cravo-Laureau, C., R. Matheron, J.-L. Cayol, C. Joulain and A. Hirschler-Réa. 2004. *Desulfatibacillum aliphaticivorans* gen. nov., sp. nov., an n-alkane- and n-alkene-degrading, sulfate-reducing bacterium. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 54: 77–83.
- 6) Devereux, R. and G.W. Munder. 1994. A phylogenetic tree of 16S rRNA sequences from sulfate-reducing bacteria in a sandy marine sediment. *Appl. Environ. Microbiol.* 60: 3437–3439.
- 7) Dhillon, A., A. Teske, J. Dillon, D.A. Stahl and M.L. Sogin. 2003. Molecular characterization of sulfate-reducing bacteria in the Guaymas Basin. *Appl. Environ. Microbiol.* 69: 2765–2772.
- 8) Hansen, T.A. 1993. Carbon metabolism in sulfate-reducing bacteria, p. 21–40. In J.M. Odom and R. Singleton, (ed.), *The sulfate-reducing bacteria*. Springer, New York.
- 9) Heidelberg, J.F., R. Seshadri, S.A. Haveman, C.L. Hemme, I.T. Paulsen, J.F. Kolonay, J.A. Eisen, N. Ward, B. Methe, L.M. Brinkac, S.C. Daugherty, R.T. Deboy, R.J. Dodson, A.S. Durkin, R. Madupu, W.C. Nelson, S.A. Sullivan, D. Fouts, D.H. Haft, J. Selengut, J.D. Peterson, T.M. Davidsen, N. Zafar, L. Zhou, D. Radune, G. Dimitrov, M. Hance, K. Tran, H. Khouri, J. Gill, T.R. Utterback, T.V. Feldblyum, J.D. Wall, G. Voordouw and C.M. Fraser. 2004. The genome sequence of the anaerobic, sulfate-reducing bacterium *Desulfovibrio vulgaris* Hildenborough. *Nat. Biotechnol.* 22: 554–559.
- 10) Jeanthon, C., S. L'Haridon, V. Cuff, A. Banta, A.-L. Reysenbach and D. Prieur. 2002. *Thermodesulfobacterium hydrogeniphilum* sp. nov., a thermophilic, chemolithoautotrophic, sulfate-reducing bacterium isolated from a deep-sea hydrothermal vent at Guaymas Basin, and emendation of the genus *Thermodesulfobacterium*. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 52: 765–772.
- 11) Jørgensen, B.B. 1982. Mineralization of organic matter in the sea bed—the role of sulphate reduction. *Nature* 296: 643–645.
- 12) Joulain, C., N.B. Ramsing and K. Ingvorsen. 2001. Congruent phylogenies of most common small-subunit rRNA and dissimilatory sulfite reductase gene sequences retrieved from estuarine sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 67: 3314–3318.
- 13) Kuever, J., F.A. Rainey and F. Widdel. 2005. Class IV. *Deltaproteobacteria* class nov., pp. 922–1144. In D.J. Brenner, N.R. Krieg, J.T. Staley and G.M. Garrity (ed), *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, Vol. 2, Part C, 2nd Edition. Springer, New York.
- 14) Leloup, J., L. Quillet, T. Berthe and F. Petit. 2006. Diversity of the *dsrAB* (dissimilatory sulfite reductase) gene sequences retrieved from two contrasting mudflats of the Seine estuary, France. *FEMS Microbiol. Ecol.* 55: 230–238.
- 15) Minz, D., J.L. Flax, S.J. Green, G. Muyzer, Y. Cohen, M. Wagner, B.E. Rittmann and D.A. Stahl. 1999. Diversity of sulfate-reducing bacteria in oxic and anoxic regions of a microbial mat characterized by comparative analysis of dissimilatory sulfite reductase genes. *Appl. Environ. Microbiol.* 65: 4666–4671.
- 16) Mori, K., H. Kim, T. Kakegawa and S. Hanada. 2003. A novel lineage of sulfate-reducing microorganisms: *Thermodesulfobiaceae* fam. nov., *Thermodesulfobium narugense*, gen. nov., sp. nov., a new thermophilic isolate from a hot spring. *Extremophiles* 7: 283–290.
- 17) Moussard, H., S. L'Haridon, B.J. Tindall, A. Banta, P. Schumann, E. Stackebrandt, A.-L. Reysenbach and C. Jeanthon. 2004. *Thermodesulfatator indicus* gen. nov., sp. nov., a novel thermophilic chemolithoautotrophic sulfate-reducing bacterium isolated from the Central Indian Ridge. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 54: 227–233.
- 18) Nakagawa, T., J. Ishibashi, A. Maruyama, T. Yamanaka, Y. Morimoto, H. Kimura, T. Urabe and M. Fukui. 2004. Analysis of dissimilatory sulfite reductase and 16S rRNA gene fragments from deep-sea hydrothermal sites of the Suiyo Seamount, Izu-Bonin Arc, Western Pacific. *Appl. Environ. Microbiol.* 70: 393–403.
- 19) Odom, J.M. and H.D. Peck Jr. 1981. Hydrogen cycling as a general mechanism for energy coupling in the sulfate-reducing bacteria *Desulfovibrio* sp. *FEMS Microbiol. Lett.* 12: 47–50.
- 20) Payne, R.B., D.M. Gentry, B.J. Rapp-Giles, L. Caslot and J.D. Wall. 2002. Uranium reduction by *Desulfovibrio desulfuricans* strain G20 and a cytochrome *c*<sub>3</sub> mutant. *Appl. Environ. Microbiol.* 68: 3129–3132.
- 21) Purdy, K.J., T.M. Embley and D.B. Nedwell. 2002. The distribution and activity of sulphate reducing bacteria in estuarine and coastal marine sediments. *Antonie Leewenhoek* 81: 181–187.
- 22) Purdy, K.J., D.B. Nedwell, T.M. Embley and S. Takii. 2001. Use of 16S rRNA-targeted oligonucleotide probes to investigate the distribution of sulphate-reducing bacteria in



- estuarine sediments. FEMS Microbiol. Ecol. 36: 165–168.
- 23) Rabus, R., T. Hansen and F. Widdel. 2000. Dissimilatory sulfate- and sulfur-reducing prokaryotes. In M. Dworkin, S. Falkow, E. Rosenberg, K.-H. Schleifer and E. Stackebrandt (ed.), The prokaryotes: an evolving electronic resource for the microbiological community, 3rd ed. Springer-Verlag, New York.
- 24) Reeburgh, W.S., B.B. Ward, S.C. Whalen, K.A. Sandbeck, K.A. Kilpatrick and L.J. Kerkhof. 1991. Black Sea methane geochemistry. Deep Sea Res. 38: (Suppl. 2): S1189–S1210.
- 25) Reeburgh, W. 1989. Coupling of the carbon and sulphur cycles through anaerobe methane oxidation. John Wiley & Sons, New York, N.Y.
- 26) Robertson, W.J., J.P. Bowman, P.D. Franzman and B.J. Mee. 2001. *Desulfosporosinus meridiei* sp. nov., a spore-forming sulfate-reducing bacterium isolated from gasoline-contaminated groundwater. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 51: 133–140.
- 27) Sass, H., J. Overmann, H. Rütters, H.-D. Babenzien and H. Cypionka. 2004. *Desulfosporomusa polytropa* gen. nov., sp. nov., a novel sulfate-reducing bacterium from sediments of an oligotrophic lake. Arch. Microbiol. 182: 204–211.
- 28) Stackebrandt, E., P. Schumann, E. Schüler and H. Hippe. 2003. Reclassification of *Desulfotomaculum auripigmentum* as *Desulfosporosinus aurioigmenti* corrig., comb. nov. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 53: 1439–1443.
- 29) Stackebrandt, E., C. Sproer, A.F. Rainey, J. Burghardt, O. Päuker and H. Hippe. 1997. Phylogenetic analysis of the genus *Desulfotomaculum*: evidence for the misclassification of *Desulfotomaculum guttoideum* and description of *Desulfotomaculum orientis* as *Desulfosporosinus orientis* gen. nov., comb. nov. Int. J. Syst. Bacteriol. 47: 1134–1139.
- 30) Sun, B., J.R. Cole, R.A. Sanford and J.M. Tiedje. 2000. Isolation and characterization of *Desulfovibrio dechloracetivorans* sp. nov., a marine dechlorinating bacterium growing by coupling the oxidation of acetate to the reductive dechlorination of 2-chlorophenol. Appl. Environ. Microbiol. 66: 2408–2413.
- 31) 上木勝司, 永井史郎編著. 1993. 嫌気微生物学, 養賢堂. 東京.
- 32) Wagner, M., A.J. Roger, J.L. Flax, G.A. Brusseau and D.A. Stahl. 1998. Phylogeny of dissimilatory sulfite reductases supports an early origin of sulfate respiration. J. Bacteriol. 180: 2975–2982.

(執筆者自己紹介)

鈴木大典：岩手大学大学院連合農学研究科博士課程に在籍中ですが、研究は山形大学農学部で行っています。1977年生まれ。山形大学農学部生物資源学科での卒論時代から硫酸還元細菌株の特徴付けを行ってききましたが、この微生物が持つ遺伝子資源としての有用性を明らかにしたいと思案中。硫酸還元細菌は社会的には嫌われ者の側面がありますので、その存在意義を皆さんにもっと紹介したいと考えています。

上木勝司：山形大学農学部生物資源学科微生物機能調節学分野。平成9年4月から平成13年3月まで山形大学農学部長。農学部キャンパスがある鶴岡市は「蟬しぐれ」などで有名な藤沢周平が生まれた場所で、その小説にしばしば登場する「海坂藩」のモデルと言われています。この街で、月山や鳥海山を眺めながら、夏は野菜作りを少々。音楽はもっぱらオペラ鑑賞です。